生长素对水稻锰积累及毒害的效应

崔馨月[1]，凌桂芝[2]，肖京林[1]，覃美[1]，唐新莲[1,2]，黎晓峰[1,2*]

(1.广西大学 农学院，南宁 530007；2.亚热带生物资源保护与利用国家重点实验室，南宁 530007)

摘要：为明确生长素与水稻锰毒及抗性的关系，揭示水稻锰毒调控机制，该研究采用水培方法研究了锰胁迫对水稻根尖游离生长素含量的影响及外源生长素萘乙酸对水稻幼苗锰吸收、积累和毒害的影响。结果表明：在 2000 μmol·L^{-1} $MnCl_2$ 溶液中培养的水稻，根尖游离吲哚乙酸含量显著下降，仅为对照处理的 47. 7%；水稻根相对伸长率也显著减少，降至对照处理的 71. 1%。在锰溶液中添加生长素极性运输抑制剂萘基邻氨甲酰苯甲酸后根尖锰含量显著增加，达到了对照处理的 1.5 倍。在锰溶液中添加萘乙酸后，虽然根尖细胞壁锰含量与对照处理间的差异不显著，但水稻根相对伸长率显著降低而植株锰吸收量、根尖锰含量、根尖细胞液中锰的分配比均显著增加。茎基部浸入锰溶液中的离体稻株叶片中的锰含量也在加入萘乙酸后显著提高。锰胁迫下外源添加萘乙酸后，水稻根尖 *OsYSL2*、*OsYSL6* 及 *OsMTP8.1* 的表达均显著增加。综上结果说明，过量的锰显著抑制水稻根伸长、降低水稻根尖游离态生长素水平，而生长素参与调控水稻对锰的吸收、转运及毒性。

关键词：水稻，生长素，锰，吸收，积累

Effects of auxin on Mn accumulation and toxicity in rice

CUI Xinyue[1], LING Guizhi[2], XIAO jinglin[1], QIN Mei[1], TANG Xinlian[1,2], LI Xiaofeng[1,2*]

(1.*College of Agriculture, Guangxi University*, Nanning 530007, China; 2.*State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-bioresources*, Nanning 530007, China)

Abstract: In order to clarify the relationship between auxin and Mn toxicity and resistance of rice, and to reveal the regulatory mechanism of Mn toxicity in rice, the effects of Mn stress on the content of free auxin in root tips of rice and the effects of exogenous auxin NAA on the absorption, accumulation and toxicity of Mn in rice seedlings were studied by hydroponic experiments. The results showed that the content of free indoleacetic acid in root tips of rice cultivated in 2000 μmol·L^{-1} $MnCl_2$ solution decreased significantly, which was only 47.7% of the control treatment. The relative root elongation was also significantly reduced to 71.1% of the control treatment. The content of Mn in root tips increased significantly after adding the polar auxin transport inhibitor NPA to the Mn solution, which was 1.5 times that of the control treatment. After adding NAA into the Mn solution, the Mn content in root tip cell wall was not significantly different from that of the control treatment, but the relative root elongation was significantly reduced while the absorption amount of Mn in plants, the Mn content in root tips and the distribution ratio of Mn into cell sap of root tips were all significantly increased. The Mn content in the leaves of vitro rice plants immersed in the Mn solution at the stem base was also significantly increased after the addition of

[1] 收稿日期：2020-03-10

基金项目：国家自然科学基金(31660593)；广西自然科学基金（2016GXNSFDA380038）[Supported by National Natural Science Foundation（31660593）; Guangxi Natural Science Foundation（2016GXNSFDA380038）]。

作者简介：崔馨月（1994-），女，山西忻州人，硕士研究生，主要从事植物逆境生理的研究，（E-mail）xyjoycui@163.com。

*通信作者：黎晓峰，博士，教授，主要从事植物逆境生理及植物营养学研究，（E-mail）lxf@gxu.edu.cn。

NAA. The expressions of *OsYSL2*, *OsYSL6* and *OsMTP8.1* in root tips of rice were significantly increased after the addition of NAA under Mn stress. These results indicated that excessive Mn significantly inhibited root elongation and reduced the level of free auxin in rice root tips. Auxin was involved in the regulation of Mn absorption, transport and toxicity in rice.
Key words: rice, auxin, Mn, absorption, accumulation

锰是植物正常生长发育必需的营养元素。然而，过量的锰会扰乱植物代谢，导致营养失衡、活性氧自由基积累、光合作用受阻并最终抑制植物正常生长（Huang et al.，2016；龙光霞等，2011；吴星等，2015）。锰毒症状多表现为老叶叶尖和叶缘焦枯，并在叶面上分布大小不一的褐色坏死斑点。幼叶失绿也是一些植物锰毒害的症状（Huang et al.，2016；Yang et al.，2019）。锰毒害是植物吸收、积累过多锰的结果。植物对锰的吸收、转运和分配受金属转运蛋白如 NRAMP、YSL、CDFs 等家族成员的调节（Socha & Guerinot，2014）。水稻中包含 7 个 NRAMP 家族基因，目前仅报道 OsNRAMP3 和 OsNRAMP5 具有吸收、转运锰的功能。OsNRAMP3 定位在木质部转移细胞和韧皮部维管束，具有转运锰的功能，可调节锰在新老组织间的分配（Yamaji et al.，2013）。水稻中有 18 个 YSL 家族基因，其中 OsYSL2 参与锰在植物体内的长距离运输及分配（Ishimaru et al.，2010）。*OsYSL6* 在根系和苗中表达，敲除 *OsYSL6* 的突变体仅在高锰条件下抑制根系和苗的生长（Sasaki et al.，2011）。水稻 Mn-CDFs 家族包括 5 个基因，已有关于 OsMTP8.1、OsMTP8.2、OsMTP9 在锰吸收和转运功能方面的报道。OsMTP8.1 是定位于液泡膜上的锰特异性转运蛋白，可以将过量的锰隔离在根系液泡中，以减轻高锰对水稻的毒害作用（Chen et al.，2013）。

生长素是重要的植物激素，在植物逆境响应及抗性调控中发挥着重要作用。IAA 可以显著减轻 Cu^{2+}对向日葵主根生长的毒害，促进侧根生长（Ouzounidou & Ilias，2005）。在盐胁迫下 IAA 通过降低大豆幼苗膜脂的过氧化伤害，增强大豆幼苗对盐渍环境的抵抗能力，缓解盐害（魏爱丽和陈云昭，2000）。过量的锰会抑制生长素的合成并加速生长素的分解(Zhao et al.，2017)。而生长素作为一种信号物质，在影响植物生长发育的同时也影响植物对锰毒的抗性。外源 IAA 能减轻豌豆锰毒，提高植物对锰毒的抗性（Sarita & Dubey，2011）。类生长素植物生长调节剂萘乙酸（NAA）可以刺激拟南芥根细胞壁半纤维素 1 的合成而使更多的镉吸附在细胞壁上减少镉向地上部的转运从而减轻镉的毒害（朱晓芳，2014）。生长素也可能参与甘蔗对锰吸收的调控，外源 NAA 能减少甘蔗对锰的吸收并缓解甘蔗的锰毒（武欣等，2018）。这些发现暗示着植物生长素与锰毒之间似乎存在某种关联（Gangwar et al.，2010）。然而，关于生长素是否调控锰积累与毒害、外源生长素是否调控水稻锰吸收、转运和分配这些方面的研究国内外鲜有报道。因此，该文研究了锰对水稻生长素含量的影响及外源生长素 NAA 对水稻锰吸收、转运、锰转运蛋白基因表达的影响，旨在为揭示生长素对水稻锰毒的调控作用及相关机制提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试水稻品种为日本晴。种子经消毒（1%次氯酸钠）、浸种、催芽后均匀播撒于底部为筛网的塑料框内，在种子上覆盖纱布保湿，塑料框架在培养盆上。培养盆内盛 0.5 mmol·L^{-1} $CaCl_2$ 溶液，液面紧贴筛网。待种子出芽、幼根长约 2 cm 后，将幼苗移栽到内盛 0.5 mmol·L^{-1} $CaCl_2$ (pH5.6)溶液的 1 L 塑料烧杯中培养，每盆 10 株。1 周后培养液更换为 1/2 木村 B 营养液（pH5.6）。培养液每隔 2 d 更换一次。植株长势一致的幼苗为下述试验的供试材料。

1.2 试验方法

1.2.1 锰对水稻根尖生长素含量的影响

将供试幼苗分别于 0 (CK)、 2000（Mn）μmol·L^{-1} $MnCl_2$ 溶液中培养。每处理均重复 3 次，培养液含 0.5 mmol·L^{-1} $CaCl_2$，pH 为 5.6（下同)。培养 1 d 后切取距尖端 1.0 cm 的根尖。提取游离吲哚乙酸（IAA），采用酶联免疫吸附法通过酶标仪测定根尖 IAA 含量，每测定样品含 60 条根尖。根尖经微波消解法消化后用原子吸收分光光度仪测定其锰含量（下同）。

1.2.2 生长素极性运输抑制剂对根尖锰积累的影响

将供试幼苗分别于内含 0、40 nmol·L^{-1} NAA、1000 nmol·L^{-1} NPA 的 2000 μmol·L^{-1} $MnCl_2$ 溶液中培养。培养 1 d 后切取根尖（1.0 cm），消化后测定其锰含量。

1.2.3 萘乙酸对根伸长和锰吸收、转运及分布的影响

为探讨 NAA 对水稻根伸长及根尖锰含量的影响，将供试幼苗分别于 0、1000、2000 μmol·L^{-1} $MnCl_2$ 或内含 0、40、80 nmol·L^{-1} NAA 的 2000 μmol·L^{-1} $MnCl_2$ 的溶液中培养。培养前和培养 1 d 后分别测量根长，计算根伸长率。每处理测定 15 条根的伸长率。处理 1 d 后切取根尖（1.0 cm），消化后测定其锰含量。

为探讨 NAA 对根尖细胞液及细胞壁锰含量的影响，将供试幼苗培养于含 0、80 nmol·L^{-1} NAA 和 2000 μmol·L^{-1} $MnCl_2$ 的 $CaCl_2$ 溶液中，培养 1 d 后，根系经去离子水洗后切取根尖(1.0 cm)，每处理取 60 条根尖参照朱晓芳（2014）的方法提取细胞液及细胞壁，消化后测定其锰含量。

为探讨 NAA 对锰从茎基部至叶片间的长距离运输的影响，将从基部剪下的离体稻株茎基部浸入至含有 0、80 nmol·L^{-1} NAA 的 2000 μmol·L^{-1} $MnCl_2$ 溶液中后测定叶片锰含量。供试植株为在 1/2 木村 B 营养液中培养至抽穗期的稻株，地上部的叶片数、节数相同。为保证离体植株短期内保持正常生理活性，短时处理 8 h 后取+1、+2 叶叶片，消化后测定其锰含量。

为探讨 NAA 对锰累积和吸收的影响，将在 1/2 木村 B 营养液中培养 3 周的幼苗转移至含 0、80 nmol·L^{-1} NAA 的 2000 μmol·L^{-1} $MnCl_2$ 溶液中培养。培养 3 d 后收获植株，称重、水洗、消化后测定地上部与根系中的锰含量，计算锰吸收量。

1.2.4 萘乙酸对锰转运蛋白基因表达的的影响

将供试幼苗分别于内含 0、80 nmol·L^{-1} NAA 的 2000 μmol·L^{-1} $MnCl_2$ 溶液中培养。培养 1 d 后切取根尖提取 RNA，反转录后通过荧光实时定量 PCR 仪分析锰转运蛋白 OsNRAMP3、OsYSL2、OsYSL6 及 OsMTP8.1 基因的表达。

1.3 统计分析

数据采用新复极差法进行差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 锰对水稻根尖生长素含量、根尖锰含量及根伸长的影响

在高锰胁迫下，水稻根尖生长素含量显著下降（图 1a）。 Mn（2000 μmol·L^{-1}）处理根尖 IAA 的含量为 50.0 μg·kg^{-1}，仅相当于对照（CK）处理的 47.7%。锰处理后根尖锰含量显著增加，而根伸长率显著降低（图 1b)。2000 μmol·L^{-1} $MnCl_2$ 处理后根尖锰含量达到了 3.54 μg·root tip^{-1}，达到了对照（CK）处理的 2.3 倍，而根伸长率降至对照（CK）处理的 71.1%。这些结果说明，过量的锰使水稻根尖游离生长素的水平降低并显著抑制水稻根伸长。

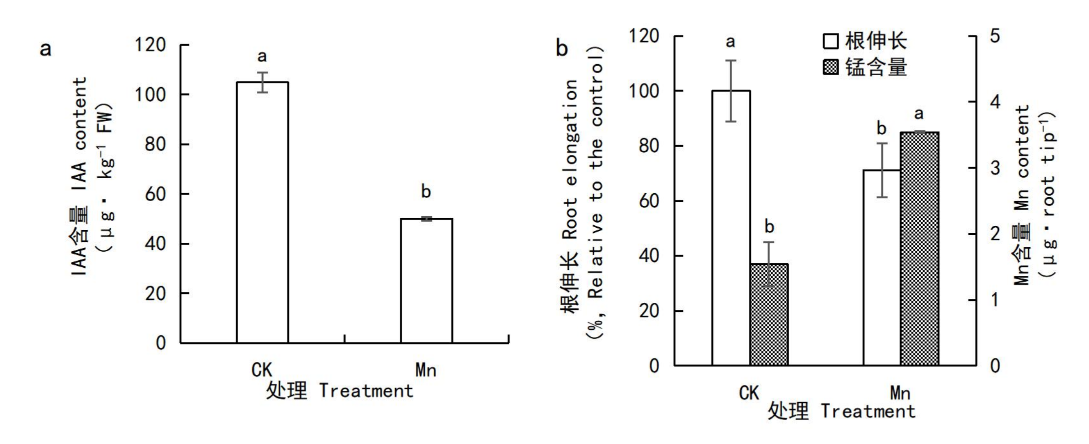


图 1 锰对根尖生长素含量、根尖锰含量及根伸长的影响

注：相同图柱不同英文字母表示差异显著（P<0.05）。下同。

Fig. 1 Effects of Mn on IAA content and Mn contenin root tips and root elongation

Note: Different letters in the same column represent significant difference (P <0.05). The same as below.

2.2 生长素极性运输抑制剂对根尖锰含量的影响

萘基邻氨甲酰苯甲酸（NPA）是生长素极性输出抑制剂。在 2000 μmol·L^{-1} $MnCl_2$ 溶液中加入 NPA 后，水稻根尖的锰含量显著增加（图 2）。对照（CK）处理根尖锰含量为 1.21 μg·root tip^{-1}，NAA 和 NPA 处理根尖锰含量分别为 1.67 μg·root tip^{-1}、1.90 μg·root tip^{-1}。NPA 处理根尖锰含量达到了对照（CK）处理的 1.5 倍。这些结果说明，NPA 抑制了根尖生长素的极性输出使生长素在根尖积累，根尖内源生长素的输出参与根尖锰积累的调控。

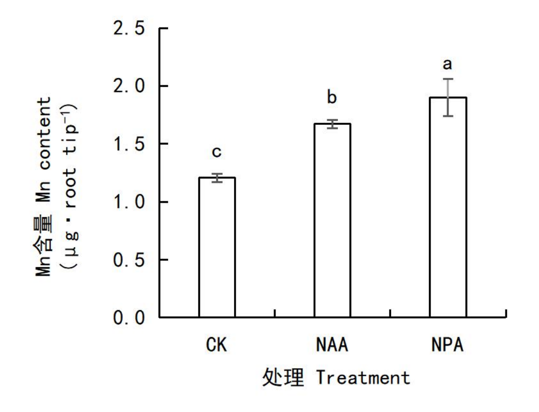


图 2 生长素极性运输抑制剂对水稻根尖锰含量的影响

Fig. 2 Effects of auxin polarity transport inhibitor on Mn content in root tips of rice

2.3 萘乙酸对水稻根伸长和锰吸收、转运及分布的影响

在 2000 μmol·L^{-1} $MnCl_2$ 溶液中添加 NAA 后水稻根伸长显著减少（图 3）。40、80 nmol·L^{-1} NAA 处理的根伸长率分别降至对照的 44.9%、27.5%。在高锰胁迫下，根尖锰含量随着外源施加 NAA 浓度的提高而显著增加。40、80 nmol L^{-1} NAA 处理后，根尖锰含量（0.91、1.30 μg·root tip^{-1}）分别达到了对照（0.44 μg·root tip^{-1}）的 2.1、3.0 倍。这些结果说明，NAA 能够显著抑制水稻根伸长并增加根尖的锰积累。

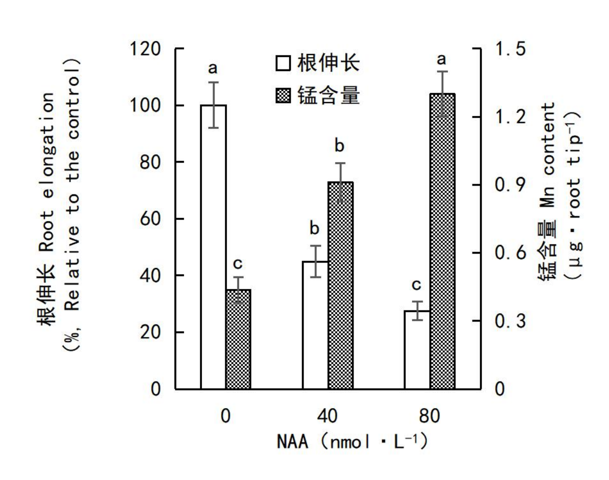


图 3 萘乙酸对水稻根伸长及根尖锰含量的影响

Fig. 3 Effects of NAA on root elongation and Mn content in root tips of rice

在 2000 μmol·L^{-1} $MnCl_2$ 溶液中添加 NAA 后植株锰吸收量显著高于对照（-NAA），达到了对照的 2.8 倍（表 1）。将离体的稻株基部浸入 2000 μmol·L^{-1} $MnCl_2$ 溶液中 8 h 后，可检测到从茎基部运输到叶片中的锰。锰溶液中的 NAA 使新完全展开叶中的锰含量显著增加（表 1）。NAA 处理后+1、+2 叶的锰含量分别为 229.50 mg·kg^{-1}、295.14 mg·kg^{-1}，分别比对照(-NAA)处理的锰含量（138.73 mg·kg^{-1}、173.66 mg·kg^{-1}）高 65.4%和 70.0%。锰毒胁迫条件下，NAA 处理后根尖细胞液中锰的分配量显著增加（表 1）。NAA 处理后，锰在根尖细胞液中的占比高达 53.67%，显著高于对照（-NAA）处理（45.86%）。相反，NAA 处理植株根尖细胞壁中的锰含量与对照处理（-NAA）的相当。这些结果说明，NAA 能够显著提高锰吸收量，NAA 处理有利于锰的长距离运输和在液泡中的积累，NAA 参与水稻锰吸收、转运和分布的调控。

表 1 萘乙酸对水稻锰吸收、转运及分布的影响

Table 1 Effects of NAA on Mn absorption, transport and distribution in rice

处理 Treatment	锰吸收 Mn absorption	锰转运 Mn transport		锰分布 Mn distribution	
	锰吸收量 Mn uptaked (μg·plant^{-1})	+1 叶锰含量 Mn content in +1 leaves (mg·kg^{-1} FW)	+2 叶锰含量 Mn content in +2 leaves (mg·kg^{-1} FW)	细胞液锰占比 Mn distribution into cell sap (%)	细胞壁锰含量 Mn content in cell wall (mg·g^{-1} DW)
-NAA	125.01±7.35b	138.73±30.24b	173.66±22.47b	45.86±2.15b	12.42±1.23b
+NAA	352.99±22.77a	229.50±23.89a	295.14±39.82a	53.67±0.51a	12.80±1.65a

注：同列不同英文字母表示差异显著（$P<0.05$）。

Note: Different letters in the same column represent significant difference ($P<0.05$).

2.4 萘乙酸对锰转运蛋白基因表达的影响

OsNRAMP3 是定位于质膜的锰专一转运蛋白，定位在茎基部及茎节的木质部转移细胞，参与锰在地上部的分配。在 2000 μmol·L^{-1} $MnCl_2$ 溶液中加入 NAA 后，茎节点的 *OsNRAMP3* 的表达水平与对照（-NAA）相当（图 4）。OsYSL2 是锰向地上部运输必需的转运蛋白。在锰胁迫下，NAA 处理后根尖 *OsYSL2* 的表达水平显著提高（图 4）。OsMTP8.1 和 OsYSL6 是水稻锰的解毒蛋白（Socha＆Guerinot，2014）。虽然 OsYSL6 的亚细胞定位尚不清楚，但已明确 OsMTP8.1 定位于液泡膜。OsYSL6 和 OsMTP8.1 功能缺失的突变体更容易受到锰的

毒害。在 2000 μmol·L^{-1} $MnCl_2$ 溶液中加入 NAA 后，根尖 *OsYSL6* 和 *OsMTP8.1* 的表达水平均显著上调（图 4）。NAA 处理后根尖 *OsYSL2*、*OsYSL6* 和 *OsMTP8.1* 的表达水平分别上调 2.7、1.6 和 2.1 倍。这些结果进一步说明 NAA 参与锰从根向地上部转运的调控，NAA 处理有利于锰在液泡中积累并调控水稻锰毒害。

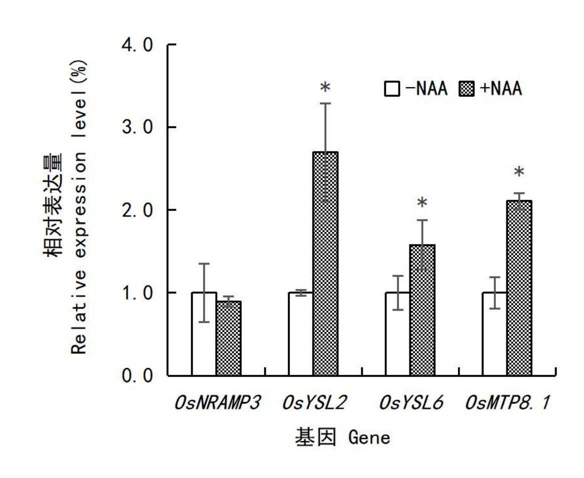


图 4 水稻锰转运蛋白基因的相对表达

Fig.4 Relative expression level of Mn transporter genes in rice

3 结论与讨论

生长素是重要的植物激素，大量的研究发现生长素参与植物铝、镉、锌毒害和抗性的调控。然而，生长素对水稻锰毒害的调控及其机制的研究却鲜有报道。在本研究中，我们发现生长素参与水稻锰吸收、转运、分配及毒性的调控。

首先，我们发现生长素参与水稻锰吸收的调控。在锰毒胁迫下水稻根尖锰含量显著增加而 IAA 的含量显著减少。此发现与前人在拟南芥上的研究结果相似：在锰毒胁迫下植物组织中 IAA 氧化酶活性增加、生长素分解加快而生长素水平下降（Schwertner＆Morgan，1966；孙雅慧，2016；Zhao et al.，2017）。锰溶液中添加 NAA 后植株锰积累量和吸收量显著增加。有研究表明叶面喷施 NAA 也可以促进豇豆对锰的吸收（Prabhakar et al.，2013）。本研究还发现，锰溶液中的生长素极性运输抑制剂 NPA 处理使根尖中锰的积累量增加。有相关研究表明 NPA 处理影响根尖内源生长素极性分布，NPA 处理会造成生长素在处理部位的积累（李春俭，1995）。这些结果表明，锰胁迫会降低水稻根尖内源生长素的含量，而内源生长素参与调控水稻的锰吸收及锰积累。

其次，本研究还发现生长素参与调控锰的长距离运输。在苜蓿为材料的研究中，Lopez et al.（2009）发现生长素处理有利于锰向地上部转运。生长素也影响镉在玉米中的移动性（张婷，2012）。本研究结果表明，外源 NAA 处理后从茎基部向叶片转运的锰显著增加。虽然定位于茎节上的锰转运蛋白 OsNRAMP3 基因的表达水平并不受 NAA 处理的影响，但参与锰向地上部转运的 OsYSL2 基因在 NAA 处理后显著上调。这些结果表明，NAA 处理能够增加锰向地上部的转运，外源 NAA 可能通过内源生长素调控水稻中锰的长距离运输。

本研究还发现，生长素参与水稻对锰毒害及耐性的调控。在锰毒胁迫下根伸长显著受阻，而 NAA（40、80 nmol·L^{-1}）处理影响锰引起的根伸长。采用与本研究相近的 NAA 浓度（50 nmol·L^{-1}），朱晓芳（2014）的研究也发现 NAA 影响拟南芥根伸长。大量研究结果表明，将锰转运至液泡中避免有毒的锰对细胞膜或其他亚细胞器的伤害是一些植物种类耐锰的主要机制（赵秋芳等，2019；Chen et al.，2013）。在锰毒胁迫下，NAA 处理后细胞液中锰积累

量增加，并且定位于液泡膜上的锰解毒蛋白 OsMTP8.1 基因的表达在 NAA 处理后也显著上调。与此相似，锰胁迫下，耐锰蛋白 OsYSL6 的表达水平也显著上调。这些结果说明，外源 NAA 可能通过影响耐锰蛋白基因的表达和液泡中锰的积累来调控植物锰毒及耐性。

综上所述，在锰胁迫条件下，水稻内源生长素水平下降，而生长素参与水稻锰吸收、转运、分布及毒性的调控。

参考文献：

CHEN ZH, FUJII Y, YAMAJI N, et al., 2013. Mn tolerance in rice is mediated by MTP8.1, a member of the cation diffusion facilitator family [J]. J Exp Bot, 64(14): 4375-4387.

GANGWAR S, SINGH VP, PRASAD SM, et al., 2010. Differential responses of pea seedlings to indole acetic acid under manganese toxicity [J]. Acta Physio Plant, 33: 451-462.

HUANG YL, YANG S, LONG GX, et al., 2016. Manganese toxicity in sugarcane plantlets grown on acidic soils of southern China [J]. Plos One, 11(3): 148-956.

ISHIMARU Y, MASUDA H, BASHIR K, et al., 2010. Rice metal-nicotianamine transporter, OsYSL2, is required for the long-distance transport of iron and manganese [J]. Plant J, 62(3): 379-390.

LI CJ, 1995. Polar auxin transport inhibitors (Review) [J]. Acta Agricul Univ Pekin, (S1): 89-93. [李春俭, 1995. 生长素极性运输抑制剂(综述)[J]. 北京农业大学学报, (S1): 89-93.]

LONG GX, HUANG YL, HE H, et al., 2011. Characterizing nutrient status of soils causing chlorosis in sugarcane seedlings [J]. J S Agri, 42(08): 931-934. [龙光霞，黄渝岚，何红，等，2011. 甘蔗幼苗失绿的土壤营养特性初探[J]. 南方农业学报，42(08)：931-934.]

LOPEZ ML, LAURA M, JOSE R, et al., 2009. Effect of indole-3-acetic acid, kinetin, and ethylenediaminetetraacetic acid on plant growth and uptake and translocation of lead, micronutrients, and macronutrients in alfalfa plants [J]. Int J Phytoremediat, 11(2): 131-149.

OUZOUNIDOU G, ILIAS I, 2005. Hormone-induced protection of sunflower photosynthetic apparatus against copper toxicity [J]. Biol Plant, 49 (2): 223-228.

PRABHAKAR S, LAL M, KHERAWAT BS, et al., 2013. Effect of phosphorus, manganese and growth regulator (NAA) on yield and uptake of nutrients by cowpea (*Vigna unguiculata*) [J]. India J Agric Sci, 83(6): 656-661.

SARITA S, DUBEY RS, 2011. Manganese-excess induces oxidative stress, lowers the pool of antioxidants and elevates activities of key antioxidative enzymes in rice seedlings [J]. Plant Growth Regul, 64(1):1-16.

SASAKI A, YAMAJI N, XIA JX, et al., 2011. OsYSL6 is involved in the detoxification of excess manganese in rice [J]. Plant Physiol, 157(4): 1832-1840.

SCHWERTNER HA, MORGAN PW, 1966. Role of IAA-Oxidase in abscission control in cotton [J]. Physiol Plant, 41(9): 1513-1519.

SOCHA AL, GUERINOT ML, 2014. Mn-euvering manganese: the role of transporter gene family members in manganese uptake and mobilization in plants [J]. Front Plant Sci, 2014, 5:106.

SUN YH, 2016. Preliminary illustrate the physiological and molecular mechanism of affecting *Arabidopsis thaliana* primary root growth under manganese toxicity [D]. Xining: Qinghai Normal University: 1-55. [孙雅慧，2016. 锰毒害对拟南芥主根生长影响的生理与分子机制初探[D]. 西宁：青海师范大学：1-55.]

WEI AL, CHEN YZ, 2000. Effect of IAA on soybean seedlings membrane injury and salt resistance [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 20 (3): 410-414. [魏爱丽，陈云昭，2000. IAA

对盐胁迫下大豆幼苗膜伤害及抗盐力的影响[J]. 西北植物学报，20 (3): 410-414.]

WU X, CHEN YMZ, LING GZ, et al., 2018. Regulation of NAA on sugarcane manganese toxicity [J]. Guangdong Agri Sci, 45(5): 14-18. [武欣，陈杨明珠，凌桂芝，等，2018. 生长素萘乙酸对甘蔗锰毒的调控[J]. 广东农业科学，45(5)：14-18.]

WU X, HUANG YL, YANG S, et al., 2015. Impact of manganese stress on chlorosis and iron-deficiency in sugarcane seedlings [J]. Guihaia, 35(06): 863-867. [吴星，黄渝岚，杨曙，等，2015. 锰胁迫对甘蔗幼苗缺铁和失绿的影响[J]. 广西植物，35(06)：863-867.]

YAMAJI N, SASAKI A, XIA JX, et al., 2013. A node-based switch for preferential distribution of manganese in rice [J]. Nat Commun, 4: 2442.

YANG S, YI K, CHANG MM, et al., 2019. Sequestration of Mn into the cell wall contributes to Mn tolerance in sugarcane (*Saccharum officinarum L.*) [J]. Plant Soil, 436(1-2): 475-487.

ZHANG T, 2012. Enhanced phytoremediation of heavy metal polluted soil by phytohormone in combination with chelating agents [D]. Xiamen: Jimei University: 1-60. [张婷，2012. 植物激素协同螯合剂强化植物修复土壤重金属污染[D]. 厦门：集美大学：1-60.]

ZHAO JJ, WANG WY, ZHOU HK, et al., 2017. Manganese toxicity inhibited root growth by disrupting auxin biosynthesis and transport in *Arabidopsis* [J]. Front Plant Sci, 8: 1-18.

ZHAO QF, MA HY, JIA LQ, et al., 2019. Research progress on manganese transporters in plants [J]. CHN J Trop Crops, 40(06): 1245-1252+1-18. [赵秋芳, 马海洋, 贾利强, 等, 2019. 植物锰转运蛋白研究进展[J]. 热带作物学报, 40(06): 1245-1252+1-18.]

ZHU XF, 2014. The binding of aluminum by cell wall hemicelluloses and its regulation in *Arabidopsis* [D]. Hangzhou: Zhejiang University: 1-173. [朱晓芳，2014. 拟南芥细胞壁半纤维素结合铝的机制及其调控[D]. 杭州：浙江大学：1-173.]